

# 海南岛霸王岭陆均松天然群落物种多样性及地形因子的解释

刘浩栋<sup>1</sup> 陈巧<sup>1</sup> 徐志扬<sup>2</sup> 刘洋<sup>1</sup> 姜怡<sup>1</sup> 陈永富<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091; <sup>2</sup>国家林业和草原局华东调查规划设计院, 杭州 321000)

**摘要** 环境因素的筛选对物种多样性格局的形成具有重要影响, 分析物种多样性-环境关系对于森林的可持续经营具有重要意义。本研究以海南岛霸王岭陆均松(*Dacrydium pectinatum*)天然群落为对象, 通过样方取样方法获取物种多度数据, 从物种丰富度、 $\alpha$ 多样性指数、优势种群空间格局及种间关联性等分析了群落特征, 并通过物种多度矩阵与地形因子矩阵建立 RDA 模型, 旨在分析该群落物种多样性现状, 探讨影响物种分布的可能因素, 并提出保护对策。结果表明: 群落内乔木有 187 种, 灌木 39 种, 草本 36 种;  $\alpha$ 多样性指数表现为乔木层>灌木层>草本层的趋势, 且远高于中高纬度的森林群落, 但均匀度较低, 群落内多为小密度种群, 各种群的重要值均较低, 少有占绝对优势地位的树种。10 种优势种群均表现为集群分布, 且聚集强度和种间关联性关系密切。Spearman 分析表明, 霸王岭陆均松天然群落的结构及多样性不稳定, 未来的演替过程中可能会出现激烈的种间竞争和频繁的物种更替现象。RDA 模型结果显示, 冠层郁闭度、海拔和坡向是解释该研究区物种分布的主要驱动因素, 冠层郁闭度的影响作用最显著。鉴于此, 针对该研究区域的物种多样性现状及物种-环境关系, 采取人工辅助措施如开辟林窗增加光的利用率, 合理疏伐提高幼苗幼树成活率, 以达到多样性保护的目的。

**关键词** 热带山地雨林; 物种多样性; 地形因子; 物种-环境关系; 冗余分析

**Effects of topographical factors on species diversity across *Dacrydium pectinatum* natural community in Hainan Island.** LIU Hao-dong<sup>1</sup>, CHEN Qiao<sup>1</sup>, XU Zhi-yang<sup>2</sup>, LIU Yang<sup>1</sup>, JIANG Yi<sup>1</sup>, CHEN Yong-fu<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; <sup>2</sup>East China Inventory and Planning Institute, National Forestry and Grassland Administration, Hangzhou, 321000, China).

**Abstract:** Environmental filters play a crucial role in the formation of species diversity patterns. Exploring the relationship between species distribution and environmental factors are important for reasonable management of forests. In this study, we analyzed species abundance,  $\alpha$  diversity index, dominant population spatial pattern, and interspecific association with thirty *Dacrydium pectinatum* fixed plots in Bawangling National Nature Reserve, Hainan Island. A species-environment relationship model (redundancy analysis, RDA) was built through species abundance data and topographic factors data. The results showed that *D. pectinatum* natural community had a rich species pool, including 187 tree species, 39 shrub species, and 36 herb species. The diversity index exhibited the pattern of tree layer > shrub layer > herbaceous layer, and was significantly higher than the mid-high latitude forest community. The evenness index was low. The species were mostly small-density populations. The importance values of all populations were low, with few dominant species. In addition, 10 dominant populations exhibited a pattern of cluster distribution, and their aggregate intensity and interspecific association were closely related. Results of Spearman analysis showed that the structure and diversity of the natural *D. pectinatum* community

本文由中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFBB2017ZB004)资助。

收稿日期: 2019-07-12 接受日期: 2019-12-03

\* 通讯作者 E-mail: chenylf@caf.ac.cn

in Bawangling were unstable. There might be intense interspecific competition and frequent species turnover in the future succession. The RDA model results showed that canopy density, elevation and slope aspect were the primary factors affecting species distribution, with dominant effects of canopy density. Our results suggest that some human-assisted measures can be adopted for biodiversity conservation, such as creating forest gaps to increase light utilization rate and reasonable thinning to increase seedling survival.

**Key words:** tropical mountain rainforest; species diversity; topographic factor; species-environment relationship; redundancy analysis.

森林群落物种共存机制的形成是一种复杂的生态学过程,涉及不同空间尺度上环境(地形、土壤理化性质和气候等)、空间(群落间种群分布状况)和生物与非生物因子(种内种间协同竞争、人为干扰和扩散能力等)共同作用的结果(宋同清等,2010;白玉宏等,2013;秦朋遥等,2016)。群落植被组成与种群空间格局是研究物种共存机制的核心内容,也是其最主要的结构和功能单位(臧润国等,1999; Lim *et al.*, 2001; Addison *et al.*, 2003; Bohlman *et al.*, 2015),为了解物种多样性、种群特征、种间相互作用及种群与环境关系的基本规律提供了重要信息(Sterner *et al.*, 1986; 胡远满等, 1996; Lee *et al.*, 2000; John *et al.*, 2007; 农友等, 2015),一直是森林生态学研究热点问题(Mortelliti *et al.*, 2006; Thakur *et al.*, 2008)。近年来,大样地监测技术为群落特征机制研究提供了新的方向和途径,应用较为广泛(张健等,2007; 马克平等,2011),该方法区别于传统的样方取样方法,而是以植物个体的空间坐标为基本数据,可分析多种尺度下的种群特征及空间格局(Diagle *et al.*, 1983; 张金屯,2004)。但珍稀濒危种群数量稀少,分布零散,多为小密度或极小密度种群,对于此类群落类型,传统小样方取样法相较于大样地监测更为适用(宋超等,2015)。

处于海南岛热带山地雨林主林层(主林层高度在18 m以上)优势乔木的陆均松(*Dacrydium pectinatum*)(成年陆均松高达30 m,胸径达100 cm以上)是罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属(*Dacrydium*)植物,也是海南岛的特有种和濒危种。它的现代分布中心在新西兰及其附近岛屿(该属计有23种),在北半球的现代分布约限制在20°N以南,中国仅有陆均松一种,仅分布在海南岛的霸王岭、尖峰岭、吊罗山、五指山等700~1300 m的山地雨林中(郑卓等,1991; Keppel *et al.*, 2011)。在海南岛热带山地雨林中,含陆均松的植物群落高达20~30 m,陆均松作为优势种和建群种之一构成了顶层群落(陈

玉凯等,2014;李肇晨等,2015)。顶层树种在形成林隙尤其是较大面积的林隙中具有重要作用,从而对森林的更新、结构形成和多样性具有重要影响(臧润国等,2001)。但20世纪60年代后,陆均松天然种群资源日益减少,幼苗更新困难,林分品质也越来越差,已严重影响其正常演变和生存,现已被列入濒危保护植物名录。近年来,有关陆均松种群的研究已开展了大量工作,这些工作包含了种群空间分布格局、种群遗传多样性、孢粉分析与起源演化、天然更新、种子雨及种子库等方面的研究(苏应娟等,2005;杨彦承等,2008;Huang *et al.*, 2014;李肇晨等,2015)。但多是围绕其个体或种群展开研究,而陆均松所构成的小群落特征及其与环境因子的关系却少有定论。陆均松天然群落拥有丰富的物种库,多样性极高,分析其物种多样性格局与环境因子的关系,对于进一步分析热带山地雨林的群落特征及其未来的演替趋势具有重要意义。基于此,本研究以海南岛霸王岭陆均松天然群落为研究对象,通过传统小样方取样方法获取物种多度数据,并计算物种丰富度、 $\alpha$ 多样性指数(Simpson, Shannon, Pielou),通过 $V/M$ 的 $t$ 检验法和Spearman相关系数分析优势种群分布格局及种间关系,之后物种多度数据与地形因子间建立RDA排序模型,试图探讨以下问题:(1)陆均松天然群落物种多样性的特点;(2)优势种群的空间分布格局及其种间关联性;(3)地形因子对群落物种分布的解释。旨在深入探讨该区域物种多样性特点及其影响机制,分析影响该群落物种分布的可能因素,以期为了保护陆均松天然群落物种多样性的稳定及维持机制提供数据支撑。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于海南省昌江黎族自治县霸王岭国家级自然保护区(图1),地理坐标介于109°03'E—109°17'E,18°57'N—19°11'N,总面积为72000 hm<sup>2</sup>。

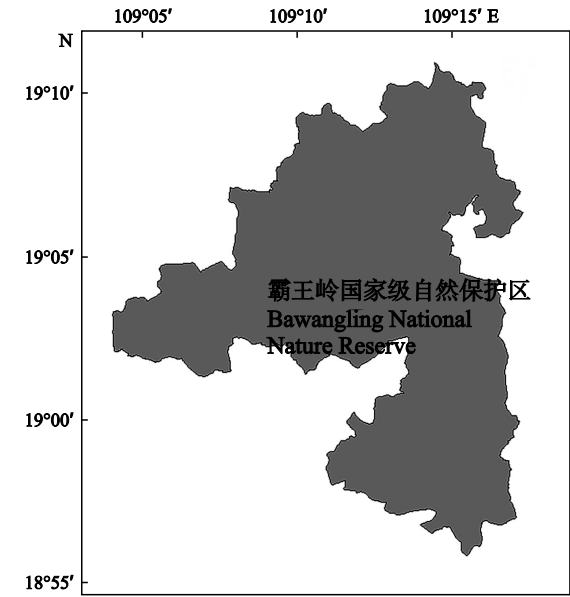


图 1 研究区地理位置示意图  
Fig.1 Research area location

其中 1980 年建立的长臂猿 (*Hylobates concoloris*) 保护区位于 800 m 以上的山地雨林中,覆盖面积约 2500 hm<sup>2</sup>。其地处热带季风气候区,年均温度 23.6 ℃,年均降雨量 1500 ~ 2000 mm,平均相对湿度 65% ~ 90% (臧润国等,2001),地形以山地为主,植被类型以低山雨林、沟谷雨林和山地雨林为主,森林覆盖率 97.3%。内有维管束植物 220 科 967 属 2213 种,属于国家一级保护的有海南苏铁 (*Cycas hainanensis*)、坡垒 (*Hopea hainanensis*) 2 种。国家二级保护的有油丹 (*Alseodaphne hainanensis*)、海南风吹楠 (*Horsfieldia hainanensis*)、海南梧桐 (*Firmiana hainanensis*)、蝴蝶树 (*Heritiera parvifolia*)、海南紫荆木 (*Madhuca hainanensis*) 等 17 种。

1.2 样地调查

布设面积为 0.09 hm<sup>2</sup> (30 m×30 m) 的陆均松固定样地 30 个 (图 2),因陆均松种群数量稀少,个体较分散,故每个样地中至少包含 1 株及以上成年陆均松 (本研究判定标准为 DBH≥40 cm)。使用相邻格子法把每个样地划分为 36 个 5 m×5 m 单元格,检尺单元格内所有 DBH≥5 cm 的乔木特征值,包括胸径、枝下高、树高、冠幅、相对位置等,并逐株挂牌;记录各样地海拔、经纬度、坡向、坡位、坡度、地形、林层数、郁闭度等指标。每个样地沿对角线选择 3 个 2 m×2 m 灌木、草本样方,调查株丛数、种名、盖度、平均高度。乔木幼苗更新调查:每个样地随机选择 3 个 2 m×2 m 乔木幼苗更新固定样方,记录 DBH<

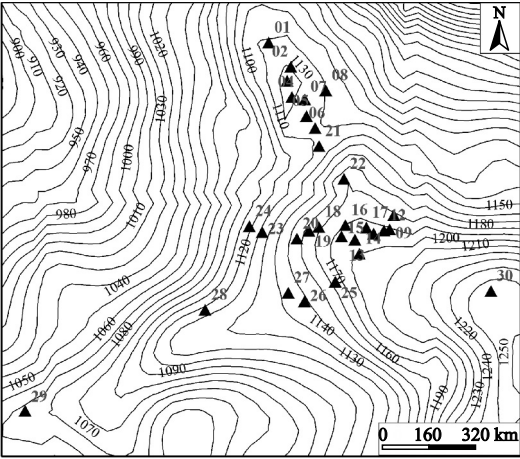


图 2 样地位置示意图  
Fig.2 Plot location

注:图中的序号 01~30 代表 30 个陆均松固定样地。  
Note: No. 01-30 represents 30 *D. pectinatum* fixed plots.

5 cm 的乔木种名、地径 ( $H>1.3$  m, 记录 DBH)、高度、冠幅,并逐株挂牌。

1.3 数据分析

1.3.1 物种丰富度与 α 多样性 (Simpson, Shannon, Pielou)

(1) 物种丰富度指数 ( $S$ ) = 样方内出现的物种数目

(2) Shannon 指数

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

(3) Simpson 指数

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

(4) Pielou 均匀度指数

$$J_{sw} = H / \ln S$$

式中,  $P_i = N_i / N$ , 即某个物种的相对多度,  $N_i$  为种  $i$  的株数,  $N$  为种  $i$  所在样方所有物种的总株数 (Magurran, 1988; 农友等, 2015)。

1.3.2 优势种重要值 以重要值为判定标准确定优势种群, 重要值 ( $IV$ ) = 相对多度 (%) + 相对频度 (%) + 相对胸高断面面积 (%), 范围为 0 ~ 300%。

1.3.3 空间分布格局 使用方差/均值 (以下用  $V/M$  表示) 的  $t$  检验法分析重要值排前 10 的优势种群空间分布格局, 并用丛生指数 ( $I$ )、平均拥挤度 ( $M^*$ )、Cassie 指数 ( $CA$ )、Lloyd 聚块性指数 ( $m^*/m$ )、负二项式参数 ( $K$ ) 共 5 种指标判断种群的聚集强度。

1.4 数据处理

所有数据使用 Excel 2013 进行预处理, R-Studio



vegan 包计算群落各层次的  $\alpha$  多样性指数, Spearman 相关系数法比较优势种群关联性 & 检测地形因子间的差异性; 以物种多度矩阵和样地地形因子矩阵为基础进行 RDA 建模排序分析(本研究物种多度数据 DCA Axis1 结果小于 3, 适合 RDA 线性排序模型)。

2 结果与分析

2.1 霸王岭陆均松天然群落结构与物种多样性

据表 1 所示, 乔木层(A-L)共调查到独立活个体数 5367 株(去除断稍木和濒死木), 隶属于 52 科 101 属 187 种; 樟科(Lauraceae)植物最丰富, 共有 10 属 24 种, 占 A-L 所有种数的 12.8%。灌木层(S-L) 499 株, 隶属于 17 科 20 属 39 种; 茜草科(Rubiaceae)植物最多, 有 8 属 12 种, 占 S-L 物种数量的 30.7%。草本层(H-L)304 株, 隶属于 21 科 26 属 36 种; 分布最多的是莎草科(Cyperaceae), 有 3 属 4 种, 占 H-L 物种数的 11.1%。A-L 的 *S*、*H*、*D* 等指数最高, 表现出 A-L>S-L>H-L 的规律。通过比较, 陆均松天然群落的多样性指数远高于中高纬度森林植被类型; 但均匀度指数均较低, 表明了本区域物种分布的不均匀性, 多为小密度种群。

表 2 可知, 乔木层中, 各个优势种群重要值均较低, 少有占绝对优势地位的种群。重要值最高的是 *Dape*(种类代码号见表 2)(8.68), 其他依次为 *Cada*(4.94)、*Syar*(4.89)、*Crch*(3.27)、*Ilte*(3.01)、*Xaha*

(2.70)、*Ilko*(1.95)、*Sych*(1.80)、*Syad*(1.49)、*Liro*(1.44)。重要值排在前 10 位的优势种群数量占乔木层总数量的 41.3%; 胸高断面积占总所有种总胸高断面积的 45.1%。样地平均高度最大的是 *Dape*, 是乔木层平均高度的 1.70 倍, 是其他 9 种优势种群平均高度的 1.84 倍。重要值排在前 10 位的优势种群平均高是乔木层平均高的 1.04 倍。

2.2 乔木层优势种群空间分布格局及种间关联性  
表 3 反映了重要值排在前 10 位的优势种群空间分布格局, 均表现为集群分布。聚集强度最高的 *Cada*( $P<0.01$ ), 该种群数量也最多, 占总数的 6.4%。其次是 *Syar*、*Liro*、*Syad*、*Ilte*( $P<0.01$ ), 这 5 种种群的个体数量均较多, 聚集强度也明显高于其他优势种群。*Crch*、*Sych*( $P<0.05$ ) 的聚集强度也较明显; *Xaha*、*Dape*、*Ilko* 3 个优势种群的聚集强度最低。

Spearman 秩相关分析结果表明(表 4), 有 3 个种对之间的秩相关系数呈极显著正关联(*Syad* 和 *Cada*、*Ilko* 和 *Ilte*、*Ilko* 和 *Xaha*)( $P<0.01$ ), *Syad* 和 *Cada* 的关联程度最高, 达到 0.775。3 个种对呈显著正关联(*Crch* 和 *Ilko*、*Sych* 和 *Sych*、*Syad* 和 *Liro*)( $P<0.05$ )。 *Crch* 和 *Liro*( $P<0.05$ ) 为显著负关联的种对, 秩相关系数为 -0.383。其余种对之间的相关性不显著, 种间关联程度较小。

2.3 地形因子对陆均松天然群落物种分布的解释  
7 个地形因子间的相关分析显示(表 5), 海拔与 2 个因子(坡度、郁闭度)呈显著正相关和负相

表 1 海南岛霸王岭陆均松天然群落结构与物种多样性及与其他群落类型的比较  
Table 1 Natural community structure and species diversity of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island, and comparison with other community types

区域 Region	地理坐标 Longitude, Latitude	植被类型 Vegetation types	平均海拔 Average altitude (m)	年均气温 Mean annual airtemperature (℃)	年均降水量 Mean annual precipitation (mm)	层次 Strati- fication	科 No. family	属 No. genus	株数 No. stems	Richness ( <i>S</i> )	Shannon ( <i>H</i> )	Simpson ( <i>D</i> )	Pielou ( <i>J<sub>sw</sub></i> )	数据来源 Reference
BWL	109°03'E—109°17'E 18°57'N—19°11'N	热带季雨林	1155	23.6	1500~2000	A-L	52	101	5367	187	3.39	0.41	0.07	本研究
		Tropical monsoon forest				S-L	17	30	499	39	1.52	0.66	0.25	This study
						H-L	21	26	304	36	0.87	0.77	0.26	
DQS	106°41'50.50"E 22°18'15.17"N	亚热带常绿阔叶林	1045	21.5	1400	A-L	29	45	3026	58	2.95	0.91	0.73	农友等, 2015
		Subtropical evergreen broad-leaved forest				S-L	22	29	390	29	2.25	0.82	0.70	
						H-L	15	22	4782	22	2.02	0.78	0.65	
CBS	127°40'E—128°16'E 41°35'N—42°25'N	温带落叶阔叶林	400	1.7	600~900	A-L				35	1.12	1.50	0.92	张健等, 2007
		Temperate deciduous broad-leaved forest				S-L				14	0.32	0.35	0.34	
						H-L				52	0.11	0.05	0.17	
MCS	107°15'E—107°33'E 32°33'N—32°46'N	亚热带常绿阔叶林	780~2534	10.4	1545	A-L				38	2.27	0.77	0.62	李大东等, 2016
		Subtropical evergreen broad-leaved forest				S-L				88	0.97	0.33	0.22	
						H-L				34	1.98	0.72	0.56	

注: A-L: 乔木层; S-L: 灌木层; H-L: 草本层; BWL: 霸王岭; DQS: 大青山; CBS: 长白山; MCS: 米仓山。  
Note: A-L: Tree layer; S-L: Shrub layer; H-L: Herb ayer; BWL: Bawangling; DQS: Daqingshan; CBS: Changbaishan; MCS: Micangshan.

表 2 乔木层重要值排前 10 位的优势种群  
Table 2 Top 10 dominant populations of the arbor layer

种名 Species	科 Family	生长习性 Growth habit	代码 Code	个体数 Individuals	重要值 IV (%)	平均胸径 (DBH)	平均高度 Height (m)	胸高断面面积 Basal area (m <sup>2</sup> · hm <sup>-2</sup> )
陆均松 <i>Dacrydium pectinatum</i>	罗汉松科 Podocarpaceae	乔木 Arbor	<i>Dape</i>	91	8.68	59.47	18.24	13.78
米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>	壳斗科 Fagaceae	乔木 Arbor	<i>Cada</i>	343	4.94	17.35	12.53	4.05
线枝蒲桃 <i>Syzygium araiocladum</i>	桃金娘科 Myrtaceae	乔木 Arbor	<i>Syar</i>	451	4.89	12.51	9.84	2.49
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	樟科 Lauraceae	乔木 Arbor	<i>Crch</i>	349	3.27	9.51	7.78	1.16
厚皮香八角 <i>Illicium ternstroemioides</i>	木兰科 Magnoliaceae	乔木 Arbor	<i>Ilte</i>	301	3.01	9.42	7.95	0.88
黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	远志科 Polygalaceae	乔木 Arbor	<i>Xaha</i>	159	2.70	16.80	11.88	1.82
凸脉冬青 <i>Ilex kobuskiana</i>	冬青科 Aquifoliaceae	乔木/灌木 Arbor/Shrub	<i>Ilko</i>	150	1.95	11.58	9.76	0.72
子凌蒲桃 <i>Syzygium championii</i>	桃金娘科 Myrtaceae	乔木/灌木 Arbor/Shrub	<i>Sych</i>	132	1.80	11.01	9.26	0.75
腺叶山矾 <i>Symplocos adenophylla</i>	山矾科 symplocaceae	乔木 Arbor	<i>Syad</i>	128	1.49	8.57	9.08	0.30
海南山胡椒 <i>Lindera robusta</i>	樟科 Lauraceae	乔木 Arbor	<i>Liro</i>	112	1.44	12.18	11.08	0.59

表 3 10 种优势种群空间分布格局  
Table 3 Spatial distribution pattern of 10 dominant populations

种名 Species	均值 Mean	方差 Variance	$V/M$	$t$	$K$	$M^*$	$m^*/m$	$CA$	$I$	分布类型 Distribution type
<i>Dape</i>	2.70	3.73	1.38	1.46	1.23	3.08	1.14	0.14	0.38	$P$
<i>Cada</i>	13.19	309.04	23.43	79.29 **	0.52	35.62	2.70	1.70	22.43	$P$
<i>Syar</i>	15.28	122.56	8.02	26.28 **	1.78	22.30	1.46	0.46	7.02	$P$
<i>Crch</i>	15.86	28.03	1.77	2.48 *	8.41	16.63	1.05	0.05	0.77	$P$
<i>Ilte</i>	10.38	39.67	3.82	10.56 **	2.45	13.20	1.27	0.27	2.82	$P$
<i>Xaha</i>	6.12	6.83	1.12	0.41	4.58	6.23	1.02	0.02	0.12	$P$
<i>Ilko</i>	5.18	7.26	1.40	1.48	2.98	5.58	1.08	0.08	0.40	$P$
<i>Sych</i>	5.12	9.61	1.88	3.04 *	2.20	6.00	1.17	0.17	0.88	$P$
<i>Syad</i>	5.57	15.89	2.86	20.41 **	1.60	7.42	1.33	0.33	1.86	$P$
<i>Liro</i>	6.59	60.51	9.18	23.15 **	0.61	14.77	2.24	1.24	8.18	$P$

注: \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ 。  $V/M$ : 方差/均值;  $t$ :  $t$  检验;  $K$ : 负二项参数  $K$  值;  $m^*/m$ : 聚块指数;  $M^*$ : 平均拥挤度;  $I$ : 丛生指数;  $P$ : 集群分布。  
Note: \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ .  $V/M$ : Variance/mean;  $t$ :  $t$  test;  $K$ : Negative binomial distribution index  $K$ ;  $m^*/m$ : Index of patchiness;  $M^*$ : Mean crowding;  $I$ : Clumping index;  $P$ : Clump distribution.

表 4 乔木层优势种群种间关联性分析  
Table 4 Interspecific correlation analysis of dominant populations in arbor layer

种名 Species	<i>Dape</i>	<i>Cada</i>	<i>Syar</i>	<i>Crch</i>	<i>Ilte</i>	<i>Xaha</i>	<i>Ilko</i>	<i>Sych</i>	<i>Syad</i>
<i>Cada</i>	0.090								
<i>Syar</i>	0.061	0.232							
<i>Crch</i>	-0.089	-0.315	-0.090						
<i>Ilte</i>	0.093	0.014	-0.260	0.161					
<i>Xaha</i>	-0.331	-0.304	-0.089	0.312	0.219				
<i>Ilko</i>	-0.016	-0.139	0.061	0.435 *	0.506 **	0.558 **			
<i>Sych</i>	-0.274	0.260	0.134	0.147	0.268	0.268	0.262		
<i>Syad</i>	0.007	0.775 **	0.206	-0.063	0.188	-0.159	0.034	0.402 *	
<i>Liro</i>	0.016	0.253	0.076	-0.383 *	0.028	0.035	0.197	0.154	0.391 *

注: \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ 。种名代码参考表 2。  
Note: \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ . Species code reference table 2.

表 5 7 种地形因子间的相关性分析  
Table 5 Correlation analysis between seven topographic factors

地形因子 Topographic factors	海拔 Altitude	坡度 Slope	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position	地形 Terrain	郁闭度 Canopy density
坡度 Slope	0.443 *					
坡向 Slope aspect	0.297	0.445 *				
坡位 Slope position	-0.309	-0.015	0.163			
地形 Terrain	0.206	-0.379 *	0.110	-0.264		
郁闭度 Canopy density	-0.470 *	-0.584 * *	-0.018	0.320	0.062	
枯枝落叶层厚度 Litter layer thickness	-0.215	-0.111	-0.367 *	-0.139	0.254	-0.141

\*  $P<0.05$ ; \* \*  $P<0.01$ .

关;坡度与其他 3 个因子(坡向、地形、郁闭度)达到显著正、负相关和极显著负相关;枯枝落叶层厚度只与坡向达到显著负相关;坡位与其他因子均未达到显著相关关系。

对物种多度矩阵及地形因子矩阵进行 RDA 排序(表 6),Monte Carlo 检验表明,所有典范轴显著性检验达到极显著( $P<0.01$ ),表明 RDA 排序结果可信,可以较好地解释物种分布与地形因子间的关系。图 3 物种分布-地形因子 RDA 双序图表明了不同样点 RDA 排序轴前两轴与地形变量的相关关系,所有地形变量对物种分布前 2 轴的总解释率为 50.99%(Axis1=31.45%,Axis2=19.54%),基本反映了影响物种分布的主要贡献值。根据最终的  $R^2$  拟合结果显示(表 6),冠层郁闭度( $R^2=0.675$ )、海拔( $R^2=0.544$ )、坡向( $R^2=0.520$ )3 个变量与物种矩阵数据的相关性达到极显著相关( $P<0.001$ ),冠层郁闭度的贡献值最高,坡度( $R^2=0.421$ )和坡位( $R^2=0.217$ )贡献值也较高,其余地形变量(地形、枯枝落叶层厚度)未能有效解释物种分布-环境关系。

表 6 基于 RDA 模型的 7 种地形因子与第 1、第 2 排序轴的相关性

Table 6 Correlation between seven topographic factors based on RDA model and the first and second sorting axes

地形因子 Topographic factors	第一轴 Axis 1	第二轴 Axis 2	$R^2$	$P$
海拔 Altitude	0.251	-0.968	0.544	<0.001 * * *
坡度 Slope	0.597	-0.802	0.421	0.003 * * *
坡向 Slope aspect	0.878	-0.478	0.520	<0.001 * * *
坡位 Slope position	0.819	0.573	0.217	0.030 *
地形 Terrain	-0.437	-0.900	0.121	0.137
郁闭度 Canopy density	0.623	0.782	0.675	<0.001 * * *
枯枝落叶层厚度 Litter layer thickness	-0.963	-0.268	0.007	0.920

所有典范轴的显著性检验  
Test of significance of all canonical axes

$F=1.52$   
 $P=0.002 * *$

\*  $P<0.05$ ; \* \*  $P<0.01$ .

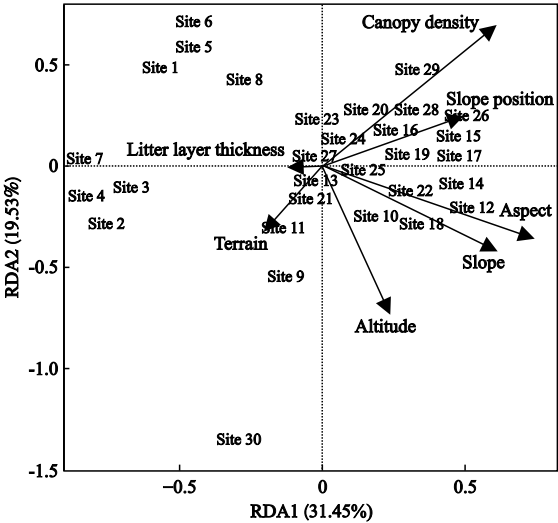


图 3 物种分布-地形因子的 RDA 双序图  
Fig.3 RDA double sequence diagram of species distribution and topographic factors

### 3 讨论和结论

#### 3.1 群落结构与物种多样性

多样性代表了群落内物种的丰富程度,可进一步反映其未来的演替和时空动态变化规律(Sherman *et al.*, 2008; Carvalho *et al.*, 2012; Ferenc *et al.*, 2014)。我国海南岛的热带雨林物种多样性丰富,在世界热带和亚热带雨林中具有不可替代的地位(方精云等,2004)。本研究中,陆均松天然群落内共调查到 262 个物种,乔木种类最多(占总物种数的 71.4%),灌木(14.9%)、草本(13.7%)种类次之。丰富度、均匀度等指数表明群落内多为小密度或极小密度种群,少有高密度种群聚集分布现象,这与海南岛热带山地雨林物种组成的一般规律有关。该研究区域气候适宜,降雨量充沛,为植被生长创造了良好的水热条件,因此使得物种多样性较为丰富,同时也给物种提供了更为丰富的生态位(方精云等, 2004;李意德等, 2007;盛大勇等, 2012;许涵等,

2013)。乔木层 Shannon、Simpson 指数最高,且表现为乔木层>灌木层>草本层;对比亚热带和温带天然植被群落,其物种丰富程度远高于本研究区域。这与森林生态系统中植物丰富度和多样性的纬度变化格局有关,全球尺度下,随着纬度的增加,生物群落的物种丰富度呈递减趋势(Magurran, 1988)。

优势种群代表了整个群落对环境因子、林分因子等的最高利用效率及目前和未来的生长状况(He *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2012; Chai *et al.*, 2016)。本研究中,陆均松、米槠、线枝蒲桃、厚壳桂、厚皮香八角、黄叶树、凸脉冬青、子凌蒲桃、腺叶山矾、海南山胡椒 10 个种,其数量、胸高断面积等指标占据了整个群落的较高比例,为乔木层优势种群,反映了目前霸王岭陆均松天然群落状况的整体水平。从平均高层面分析,陆均松构成了样地的顶层群落(平均高 18.24 m);在霸王岭热带山地雨林中,一般 18 m 以上高度才达到主林层,主林层的高度范围为 18~27 m(臧润国等, 2001)。

### 3.2 优势种群空间分布格局及种间关联性

种群的分布在较小尺度上主要由种内种间竞争、种子的扩散机制所决定,在较大尺度上则更多的受到生境异质性的影响(Hao *et al.*, 2007; 郭垚鑫等, 2011)。本研究中,样地内的 10 种优势种群均呈聚集分布,且聚集强度与个体数量基本呈正比,这表明了同种个体间更易于聚集,即大多数物种表现为种内聚集,可有利于个体间相互庇护,共同抵御外界干扰(如种间竞争、环境因子的影响)以提高存活率(Boyden *et al.*, 2005)。海南岛热带雨林中,物种多以种子繁殖方式进行天然更新,样地内如米槠、线枝蒲桃等植物的果实均较大,这使得大部分种子因重力作用掉落在母树周围,很难散播到离母树较远的位置。此外,散落到远处的种子即使发育成苗,幼年时期也会因没有母树庇护,受到外部环境和种间竞争的影响,成活困难,这也是导致种群多聚集分布的重要原因。研究发现,聚集强度较高的种群除个体数量占优势外,种间关联性具有重要作用,如聚集度较高的米槠-腺叶山矾、海南山胡椒-腺叶山矾等呈极显著正关联;可能是因为两者在应对种间竞争时形成了相互作用的协同适应系统,为各自的种内群体形成更有利于彼此的生境,以应对外界干扰。种间关联性为负的种对,说明其对环境要求相同,生态位重叠,更容易产生种间竞争(李豪等, 2013)。研究样地内呈正关联的种对多于负关联,这说明了,在

霸王岭陆均松天然群落中,来自外部的环境因素对优势种群的影响要高于群落内的种间竞争。Spearman 分析表明,优势种群间大多数种对种间关联性不显著,呈现相互独立的特点,因此可推测陆均松天然群落结构及多样性还不是很稳定,在未来的演替过程中,可能会出现种间竞争更为激烈,物种更替现象将更频繁的现象(农友等, 2015)。

### 3.3 地形因子对物种分布的解释

在较小区域尺度内,地形因子、土壤理化性质等对物种分布及多样性起主要作用;而在大尺度下,气候是主导因素(Woodward *et al.*, 1991; 任学敏等, 2012)。许多研究表明,海拔、坡度、坡向为山区植物群落分布的主导因子,海拔的影响力最显著(沈泽昊等, 2000; 宋爱云等, 2006; 苏日古嘎等, 2010)。如任学敏等(2012)对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布的研究结果表明,海拔这个综合反映降水、相对湿度以及温度的环境因子无论是在大尺度还是较小尺度的研究中都对物种分布及多样性有重要影响。也有学者认为,郁闭度因能够影响林分获取光照,从而影响幼苗的萌发和生长,因此,郁闭度的作用最显著(Gao *et al.*, 2017)。如马闯等(2013)对我国秦岭栓皮栎种群的研究表明,林窗参量大小对其幼苗更新有显著影响。本研究通过 RDA 排序方法揭示了本研究区域物种分布与地形因子间的关系,结果表明,冠层郁闭度、海拔、坡向 3 个因子与物种分布的相关性最为显著,能较好地解释物种分布规律,可认为是主要驱动因子。本研究发现,冠层郁闭度是影响霸王岭陆均松群落植被分布最主要的环境因子。这一结果与前人研究结果一致,光被认为是树木幼苗萌发和生长所需能量的主要来源(Phares, 1971; Canham *et al.*, 1996),在海南岛的热带山地雨林中,各种群间种间竞争激烈,对光照的需求更高,因此,对于陆均松天然群落而言,林窗参量是影响物种分布的主导因子。此外,土壤理化性质及小气候参量等对种群格局及多样性也具有重要影响,本文所引用的地形因子及处理方法等仍较为粗略,想要完全揭示环境因子的驱动作用,还需进一步引入土壤、气候因子进行研究。

合理保护陆均松天然群落内的种群资源,对于维持其物种多样性具有重要作用。根据本文研究结果,陆均松天然群落中物种丰富度指数、 $\alpha$ 多样性指数等远高于中高纬度群落类型,群落内多为小密度种群且聚集程度较强,优势种群间的种间关联性较



低,间接体现了其种间竞争的复杂性与群落结构的不稳定性;RDA 模型的结果表明,冠层郁闭度、海拔、坡向等地形因子对物种分布的影响显著,冠层郁闭度是主导因子。鉴于此,在未来的经营管理过程中,可根据实际情况,合理疏伐如开辟林窗增加林下植被光利用率,利用人工抚育措施如提高幼苗幼树成活率等措施人为帮助天然更新等,进而达到保护陆均松天然群落物种多样性的目的。

## 参考文献

- 白玉宏, 张钦弟, 毕润成. 2013. 山西接骨木群落分布及其与环境因子的关系. 林业科学, **49**(12): 18–24. [Bai YH, Zhang QD, Bi RC. 2018. Relationship between *Sambucus williamsii* community distribution and the environmental factors in Shanxi. *Scientia Silvae Sinicae*, **49**(12): 18–24.]
- 陈玉凯, 杨琦, 莫燕妮, 等. 2014. 海南岛霸王岭国家重点保护植物的生态位研究. 植物生态学报, **38**(6): 576–584. [Chen YK, Yang Q, Mo YN, et al. 2014. A study on the niches of the state's key protected plants in Bawangling, Hainan Island. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **38**(6): 576–584.]
- 方精云, 李意德, 朱彪, 等. 2004. 海南岛尖峰岭山地雨林的群落结构、物种多样性以及在世界雨林中的地位. 生物多样性, **12**(1): 29–43. [Fang JY, Li YD, Zhu B, et al. 2004. Community structures and species richness is the montane rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Biodiversity Science*, **12**(1): 29–43.]
- 郭焱鑫, 康冰, 李刚, 等. 2011. 小陇山红桦次生林物种组成与立木的点格局分析. 应用生态学报, **22**(10): 2574–2580. [Guo YX, Kang B, Li G, et al. 2011. Species composition and point pattern analysis of standing trees in secondary *Betula albo-sinensis* forest in Xiaolongshan of west Qinling Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **22**(10): 2574–2580.]
- 胡远满, 徐文铎, 郑元润. 1996. 长白松自然同龄种群分布格局的研究. 应用生态学报, **7**(2): 113–116. [Hu Y, Xu W, Zheng Y. 1996. Spatial distribution pattern of natural *Pinus sylvestris* population with same age. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **7**(2): 113–116.]
- 李豪, 李昱, 张直峰, 等. 2013. 历山青檀天然群落乔木层优势种种间关系. 生态学杂志, **32**(6): 1439–1444. [Li H, Li Y, Zhang ZF, et al. 2013. Interspecific relationships of dominant species in tree layer of natural *Pteroceltis tatarinowii* community in Lishan, Shanxi Province of China. *Chinese Journal of Ecology*, **32**(6): 1439–1444.]
- 李大东, 董廷发, 陈坚, 等. 2016. 四川米仓山自然保护区台湾水青冈群落学特征及多样性研究. 西北植物学报, **36**(1): 174–182. [Li DD, Dong TF, Chen J, et al. 2016. Characteristics of *Fagus hayatae* community and species diversity in Micangshan Nature Reserve, Sichuan. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, **32**(6): 1439–1444.]
- 李意德, 许涵, 陈德祥, 等. 2007. 从植物种群间联结性探讨生态种组与功能群划分——以尖峰岭热带低地雨林乔木层数据为例. 林业科学, **43**(4): 9–16. [Li YD, Xu H, Chen DX, et al. 2007. Discussing on the ecological species groups and functional groups division based on the interspecific association: A case study on the arbor layer data in tropical lowland rain forest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Scientia Silvae Sinicae*, **43**(4): 9–16.]
- 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 等. 2015. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征. 生态学杂志, **34**(6): 1507–1515. [Li ZC, Chen YF, Hong XJ, et al. 2015. Age structure and point pattern analysis of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island. *Chinese Journal of Ecology*, **34**(6): 1507–1515.]
- 马闯, 张文辉, 吴敏, 等. 2013. 栓皮栎幼苗根系发育对环境异质性的响应. 林业科学, **49**(10): 58–65. [Ma C, Zhang WH, Wu M, et al. 2013. Root growth of *Quercus variabilis* seedlings in response to the environmental heterogeneity. *Scientia Silvae Sinicae*, **49**(10): 58–65.]
- 马克平. 2011. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. 生物多样性, **19**(2): 125–126. [Ma KP. 2011. Assessing progress of biodiversity conservation with monitoring approach. *Biodiversity Science*, **19**(2): 125–126.]
- 农友, 郑路, 贾宏炎, 等. 2015. 广西大青山次生林的群落特征及主要乔木种群的空间分布格局. 生物多样性, **23**(3): 321–331. [Nong Y, Zheng L, Jia HY, et al. 2015. Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a secondary forest of Daqing Mountains, southwestern Guangxi, China. *Biodiversity Science*, **23**(3): 321–331.]
- 秦朋遥, 杨会娟, 蒋凤玲, 等. 2016. 河北省塞罕坝保护区天然植物群落数量分类. 应用生态学报, **27**(5): 1383–1392. [Qin PY, Yang HJ, Jiang FL, et al. 2016. Quantitative classification of natural plant communities in the Saihanba National Nature Reserve, Hebei Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **27**(5): 1383–1392.]
- 任学敏, 杨改河, 王得祥, 等. 2012. 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响. 生态学报, **32**(2): 605–613. [Ren XM, Yang GH, Wang DX, et al. 2012. Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an *Abies fargesii*-*Betula utilis* mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, **32**(2): 605–613.]
- 沈泽昊, 张新时. 2000. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. 植物生态学报, **24**(4): 430–435. [Shen ZH, Zhang XS. 2000. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, **24**(4): 430–435.]
- 盛大勇, 庄雪影, 许涵, 等. 2012. 尖峰岭热带山地雨林海南特有木本植物群落结构. 植物生态学报, **36**(9): 935–947. [Sheng DY, Zhuang XY, Xu H, et al. 2012. Community structure of endemic woody plants in tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **36**(9): 935–947.]



- 宋超, 余琦殷, 于梦凡, 等. 2015. 北京地区黄檗种群数量结构及空间分布特征. 生态学杂志, **34**(11): 3040–3049. [Song C, Yu QY, Yu MF, *et al.* 2015. Population structure and spatial distribution characteristics of *Phellodendron amurense* in Beijing. *Chinese Journal of Ecology*, **34**(11): 3040–3049.]
- 宋爱云, 刘世荣, 史作民, 等. 2006. 卧龙自然保护区亚高山草甸的数量分类与排序. 应用生态学报, **17**(7): 1174–1178. [Song AY, Liu SR, Shi ZM, *et al.* 2006. Quantitative classification and ordination of subalpine meadow in wolong Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **17**(7): 1174–1178.]
- 宋同清, 彭晚霞, 曾馥平, 等. 2010. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释. 植物生态学报, **34**(3): 298–308. [Song TQ, Peng WX, Zeng FP, *et al.* 2010. Spatial pattern of forest communities and environmental interpretation in Mulun National Nature Reserve, karst cluster-peak depression region. *Journal of Plant Ecology*, **34**(3): 298–308.]
- 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 等. 2010. 松山自然保护区森林群落的数量分类和排序. 生态学报, **30**(10): 2621–2629. [Suriguga, Zhang JT, Zhang B, *et al.* 2010. Numerical classification and ordination of forest communities in the Songshan National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, **30**(10): 2621–2629.]
- 苏应娟, 王艇, 陈国培, 等. 2005. 基于 cpDNA *trnL-F* 序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张. 中山大学学报(自然科学版), **44**(5): 70–74. [Su YJ, Wang T, Chen GP, *et al.* 2005. Postglacial population expansion of *Dacrydium pierrei* (Podocarpaceae) in Hainan, Southern China, based on cpDNA *trnL-F* noncoding sequence data. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, **44**(5): 70–74.]
- 许涵, 李意德, 骆土寿, 等. 2013. 海南尖峰岭不同热带雨林类型与物种多样性变化关联的环境因子. 植物生态学报, **37**(1): 26–36. [Xu H, Li YD, Luo TS, *et al.* 2013. Environmental factors correlated with species diversity in different tropical rain forest types in Jianfengling, Hainan Island, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **37**(1): 26–36.]
- 杨彦承, 张炜银, 林瑞昌. 2008. 海南霸王岭陆均松类热带山地雨林伐后林结构与物种多样性研究. 林业科学研究, **21**(1): 37–43. [Yang YC, Zhang WY, Lin RC, *et al.* 2008. Study on structure and species diversity in post harvested tropical montane rainforest dominated by *Dacrydium pierrii* in Bawangling, Hainan Island. *Forest Research*, **21**(1): 37–43.]
- 姚杰, 张春雨, 赵秀海. 2018. 吉林蛟河阔叶红松林树种空间分布格局及其种间关联性. 林业科学, **54**(8): 23–31. [Yao J, Zhang CY, Zhao XH. 2018. Species spatial distribution patterns and species associations in a broad-leaved Korean pine forest in Jiaohe, Jilin Province. *Scientia Silvae Sinicae*, **54**(8): 23–31.]
- 臧润国, 蒋有绪, 杨彦承. 2001. 海南岛霸王岭热带山地雨林群落结构及树种多样性特征的研究. 植物生态学报, **25**(3): 270–275. [Zang RG, Jiang YX, Yang YC. 2001. Community structure and tree species diversity characteristics in a tropical montane rain forest in Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, **25**(3): 270–275.]
- 臧润国, 刘世荣. 1999. 森林生物多样性保护原理概述. 林业科学, **35**(4): 71–79. [Zang RG, Liu SR. 1999. Principles of forest biodiversity conservation. *Scientia Silvae Sinicae*, **35**(4): 71–79.]
- 张健, 郝占庆, 宋波, 等. 2007. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, **18**(8): 1681–1687. [Zhang J, Hao ZQ, Song B, *et al.* 2007. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **18**(8): 1681–1687.]
- 张金屯, 孟东平. 2004. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, **24**(1): 35–40. [Zhang JT, Meng DP. 2004. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, **24**(1): 35–40.]
- 郑卓. 1991. 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布. 植物学报, **33**(2): 130–139. [Zheng Z. 1991. Distribution of *Dacrydium* in South China during the late Quaternary. *Acta Botanica Sinica*, **33**(2): 130–139.]
- Addison JA, Trofymow JA, Marshall VG. 2003. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology*, **24**: 233–246.
- Bohlman SA. 2015. Species diversity of canopy versus understory trees in a neotropical forest: Implications for forest structure, function and monitoring. *Ecosystems*, **18**: 658–670.
- Boyden S, Binkley D, Shepperd W. 2005. Spatial and temporal patterns in structure, regeneration, and mortality of an old-growth ponderosa pine forest in the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management*, **219**: 43–55.
- Canham CD, Berkowitz AR, Kelly VR, *et al.* 1996. Biomass JP3 allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**: 1521–1530.
- Carvalho JC, Cardoso P, Gomes P. 2012. Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 760–771.
- Chai Z, Sun C, Wang D, *et al.* 2016. Interspecific associations of dominant tree populations in a virgin old-growth oak forest in the Qinling Mountains, China. *Botanical Studies*, **57**: 23.
- Diagle PJ. 1983. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. New York: Academic Press.
- Ferenc M, Sedláček O, Fuchs R, *et al.* 2014. Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban

- bird communities and regional species assemblages in Europe. *Global Ecology & Biogeography*, **23**: 479–489.
- Gao WQ, Ni YY, Xue ZM, *et al.* 2017. Population structure and regeneration dynamics of *Quercus variabilis* along latitudinal and longitudinal gradients. *Ecosphere*, **8**: e01737.
- Hao Z, Zhang J, Song B, *et al.* 2017. Vertical structure and spatial associations of dominant tree species in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, **252**: 1–11.
- He F, Duncan RP. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, **88**: 676–688.
- Huang L, Deng Q, Li N, *et al.* 2014. A set of microsatellite markers developed for *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae), a vulnerable conifer in China. *Conservation Genetics Resources*, **6**: 167–168.
- John R, Dalling JW, Harms KE, *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 864–869.
- Keppel G, Prentis P, Biffin E, *et al.* 2011. Diversification history and hybridisation of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in remote Oceania. *Australian Journal of Botany*, **59**: 262–273.
- Lee KS, Cho DS. 2000. Relationships between the spatial distribution of vegetation and microenvironment in a temperate Hardwood Forest in Mt. Jirnbong Biosphere Reserve Area, Korea. *Groningen Studies in Cultural Change*, **105**: 651–661.
- Lim BK, Engstrom MD. 2001. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: Implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 613–657.
- Magurran AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- Mortelliti A, Boitani L. 2006. Patterns of rodent species diversity and abundance in a Kenyan relict tropical rainforest. *Biodiversity and Conservation*, **15**: 1425–1440.
- Phares RE. 1971. Growth of Red Oak (*Quercus rubra* L.) seedlings in relation to light and nutrients. *Ecology*, **52**: 669–672.
- Sherman R, Mullen R, Haomin L, *et al.* 2008. Spatial patterns of plant diversity and communities in alpine ecosystems of the Hengduan Mountains, northwest Yunnan, China. *Journal of Plant Ecology*, **1**: 117–136.
- Sterner RW, Ribic CA, Schatz GE. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, **74**: 621–633.
- Thakur AS, Khare PK. 2008. Species diversity and composition of forest vegetation of sagar district in central India. *Indian Forester*, **134**: 801–813.
- Woodward FI, McKee IF. 1991. Vegetation and climate. *Environment International*, **17**: 535–546.
- Zhang YT, Jimei LI, Chang SL, *et al.* 2012. Spatial distribution pattern of *Picea schrenkiana* population in the Middle Tianshan Mountains and the relationship with topographic attributes. *Journal of Arid Land*, **4**: 457–468.

---

作者简介 刘浩栋,男,1992年生,博士研究生,研究方向为森林经理学。E-mail: James\_Liuhd@163.com

责任编辑 张 敏

---